

УДК 576.895.772 (470.24)

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ВОЗРАСТ СЛЕПНЕЙ  
*HYBOMITRA BIMACULATA* (TABANIDAE)  
В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

А. Г. Весёлкин

Излагаются данные по физиологическому возрасту популяции *H. bimaculata* — массового вида подзоны южной тайги Новгородской обл. Дан анализ результатов анатомического вскрытия самок слепней, рассмотрены изменения, происходящие в яичниках кровососов на протяжении лета.

Одним из важнейших аспектов структуры популяций кровососущих членистоногих является возрастное распределение особей, т. е. соотношение численностей различных возрастных групп. Данные по физиологическому возрасту слепней имеют большое значение в понимании ключевых вопросов биологии группы. Общепринято, что число проделанных самкой гонотрофических циклов является мерой физиологического возраста.

Критический анализ гонотрофического цикла у двукрылых выполнен Детиновой (1962). К сожалению, в цитируемой монографии соответствующая литература по слепням ограничена немногими исследованиями. Благодаря интенсивным работам последних лет наши представления о гонотрофических отношениях у слепней расширились и пополнились новыми данными. Особое внимание, на наш взгляд, необходимо обратить на методическую сторону вопросов, связанных с установлением физиологического возраста табанид. Определение физиологического возраста самок слепней осуществляется в настоящее время методами, которые были детально разработаны на комарах школой В. Н. Беклемишева. Суть метода, предложенного Половодовой и Детиновой (Детинова, 1962), состоит в том, что при рассмотрении яйцевых трубочек<sup>1</sup> в яичниках производится подсчет расширений с находящимися в них остатками фолликулов. На месте локализации этих остатков яйцевая трубочка несколько расширена, а у комаров расширения хорошо различимы, и после 3-, 4-гонотрофических циклов концевая ножка имеет вид чётков (Детинова, 1962; Соколова, 1981). У слепней при поверхностном рассмотрении наблюдается подобная картина, хотя природа изменений, происходящих в процессе овогенеза, остается до сих пор невыясненной. Затруднения в трактовке наблюдаемых в яичниках изменений определяются своеобразным характером гонотрофических отношений у табанид. Большое значение в интерпретации физиологического возраста слепней в связи с этим имеет вопрос об автогенном развитии яиц. Этот способ развития яиц для слепней был впервые отмечен Кэмероном (Cameron, 1926). Во время изучения особенностей откладки яиц канадских пестряков он отметил, что *Chrysops mitis* O. Sack. и *C. aestuans* Wulp., самки которых были выращены из личинок и кормились только раствором сахарозы, были способны к яйцекладке в лабораторных условиях. В яичниках самок, не способных к автогенному развитию яиц, при неблагоприятных условиях наблюдаются процессы дегенерации, объединяемые в литературе общим понятием абортивного овогенеза, или гонотрофической диссоциации. Кроме того, для комаров доказано

<sup>1</sup> В статье использована терминология Бертрама, приведенная в книге Детиновой (1962).

в некоторых случаях несоответствие количества наблюдаемых в овариолах расширений количеству пройденных самкой гонотрофических циклов (Ланге, Чыонг-Куанг Хок, 1981; Nagar, Knight, 1981). Работ, которые бы позволили дать точную трактовку наблюдаемых в яичниках самок слепней изменений в течение последовательной смены гонотрофических циклов, пока, к сожалению, нет. Работами Олсуфьева (1940), Скуфына (1959), Лутты (1967, 1970), Паенко (1966) на основе методик Половодовой и Детиновой была предложена схема определения физиологического возраста слепней. В дальнейших исследованиях до настоящего времени эта методика используется практически в неизменном виде.

Учитывая отклонения от классической схемы гонотрофического ритма у слепней, мы не можем сейчас надежно оценить ход процессов овогенеза у этих насекомых. Вполне резонно предположить, что следы яйцекладки после очередного выхода яйца из яйцевой трубочки могут не сохраняться от одного гонотрофического цикла к другому, тем более что яйцевод и овариолы способны к самостоятельным сокращениям. Это экспериментально доказано на самках *Tabanus sulcifrons* (Cook, Meola, 1978). Поэтому методы оценки и интерпретации физиологического возраста у табанид нуждаются в самых тщательных исследованиях и всесторонней проверке на видовом уровне.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения динамики физиологического возраста популяции *Hybomitra bimaculata* Маск. мы проводили сборы слепней летом 1982 г. в Окуловском р-не Новгородской обл. Район расположен в Мстинской долине в подзоне южной тайги. Характерными климатическими особенностями района являются частые вторжения арктического воздуха, которые вызывают резкие понижения температуры весной, а в начале лета — поздние заморозки (Агроклиматические ресурсы Новгородской обл., 1972). Лето 1982 г. характеризовалось низкими температурами в мае—июне. В мае средняя дневная температура не превышала +9 °С, а в начале июня наблюдались заморозки до —2 °С; с 7-го по 9-е июня на почве лежал снег. Со второй половины июня произошло постепенное потепление.

Первые слепни появились 20-го июня. Массовый лет продолжался 14 дней (с 10 VII по 23 VII), в остальные дни сезона активность слепней подавлялась неблагоприятными погодными условиями. Доминирующим видом в районе исследований был *H. bimaculata*. Общая продолжительность лёта этого вида составила 55 дней (с 20 VI по 13 VIII). Для изучения физиологического возраста самок мы отлавливали на протяжении всего лёта регулярно через каждые три дня. Отлов кровососов проводили на постоянном пастбище крупного рогатого скота, слепней ловили энтомологическим сачком во время нападения на животных. Отловленных самок сразу же помещали в фиксатор, надрезая ножницами края тергитов брюшка. Фиксированный материал обрабатывали в лабораторных условиях. Для фиксации использовали фиксатор для тканей насекомых (Frings H., Frings M., 1971) с некоторыми изменениями. Состав фиксирующей жидкости (в мл): спирт этиловый, 96%-ный — 446; хлороформ — 96; формалин, 40%-ный — 96; ледяная уксусная кислота — 16; вода дистиллированная — 346. Дополнительно мы вводили 0.5 г хлоралгидрата на 1 л раствора. Для полной фиксации самок слепней вполне достаточно 5 ч, однако не следует держать насекомых в этой жидкости более 24 ч. После фиксации слепней переносили в консервирующий раствор для последующего хранения. Состав консервирующего раствора (в мл): спирт этиловый, 96%-ный — 474; глицерин — 350; вода дистиллированная — 176. Фиксированные таким образом слепни могут храниться более двух лет в консерванте, не теряя пластичности тканей. Они пригодны для вскрытия и анализа яичников. Яйцевые трубочки сохраняют пластичность и хорошо растяжимы, что является необходимым условием для определения физиологического возраста. Для надежной фиксации объем растворов должен превышать объем объектов фиксации не менее чем в 5 раз. Основные преимущества работы с фиксированным материалом заключаются в возможности тщательного анатомического исследования в лабораторных условиях, кроме того, при мгновенной фиксации объекта исключаются какие-либо изменения

тканей и органов, связанные с хранением живых или наркотизованных особей до момента их вскрытия в полевых условиях.

Вскрытие самок слепней, а также приготовление глицерин-желатиновых препаратов мы проводили, придерживаясь общих методических рекомендаций по Е. Н. Павловскому (Практикум медицинской паразитологии, 1935). В глицерине яичники расправляли и тщательно просматривали под бинокуляром при увеличении  $6\times 4$ . При необходимости можно изготовить препараты для рассмотрения под микроскопом. В процессе работы мы просматривали все яйцевые трубочки, предварительно расщепляя яичник вдоль внутреннего яйцевода на несколько частей. Эталонами неклавших и неоплодотворенных самок служили препараты, изготовленные из особей *H. bimaculata*, выведенных в лаборатории из куколок. Вышедших из куколок имаго помещали в фиксатор в первые 24—48 ч жизни. Всего вскрыта 321 самка *H. bimaculata*, а также проведено 46 дополнительных вскрытий различных видов слепней на живом и фиксированном материале.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Половой аппарат самок слепней (рис. 1) имеет типичное для двукрылых строение. Он состоит из двух яичников, которые у *H. bimaculata* ко второй фазе развития фолликулов достигают 2.8 мм в длину и 1.2 мм в ширину. От правого и левого яичников отходят два наружных парных яйцевода, которые сливаются в общий более широкий и длинный непарный яйцевод. Яйцевод оканчивается половым отверстием, в дистальную часть которого открываются три семяприемника и отдельно — пара клеевых желез. Каждый яичник покрыт наружной оболочкой, которая хорошо видна под бинокуляром при прокрашивании нейтральным красным и имеет вид тонкой эластичной мембраны с разбросанными ядрами и анастомозирующими мышечными волокнами (рис. 2, 1; см. вкл.). Наружная оболочка в проксимальной части яичников переходит в апикальную нить (поддерживающую связку), а в дистальной — на наружные яйцеводы. Внутри каждого яичника проходит внутренний яйцевод (рис. 1), в который более менее радиально впадают яйцевые трубочки. Яичники богаты снабжены трахеями, равномерно оплетающими овариолы. Яйцевые трубочки у слепней, как и у всех двукрылых, относятся к политрофическому типу, для которого характерно присутствие питательных клеток, чередующихся с яйцевыми клетками (Wigglesworth, 1967). Яйцевая трубочка (рис. 3) в типичном случае состоит из четырех основных отделов. К оболочке яичника овариолы прикрепляются посредством концевого филамента. За ним следует первый отдел — зона размножения (гермариум). Далее видны обычно обособленные друг от друга первичный и вторичный фолликулы. Вместе с зоной размножения второй фолликул как бы шапочкой покрывает передний конец первого фолликула. При дегенерации первичных фолликулов вторичные могут либо отсутствовать, либо иметь вид бесструктурных образований (рис. 3, Б). Концевая ножка может выглядеть по-разному в зависимости от физиологического возраста и состояния насекомого. Структура и характер изменений, происходящих в узких частях яйцевой трубочки в течение последовательных гонотрофических циклов до настоящего времени остаются неясными.

Основываясь на тщательном анализе яичников самок *H. bimaculata*, мы можем различать, по крайней мере, три хорошо отличимых друг от друга группы самок, каждая из которых соответствует определенному физиологическому состоянию. Группа I — неклавшие самки. Яичники не имеют каких-либо следов яйцекладки. Концевые ножки в виде тонких полых трубочек, пространство между первичным фолликулом и местом слияния с внутренним яйцеводом не содержит включений; интима без видимых под бинокуляром ( $6\times 4$ ,  $6\times 7$ ) расширений (рис. 2, 2). Фолликулы могут находиться на различных стадиях развития, а у неклавших самок, отловленных в конце лета, яичники иногда содержат овариолы с дегенерирующими фолликулами.

Группа II — клавшие самки. К данной группе мы относим всех особей, в яичниках которых есть следы яйцекладок, но при этом яйцевые трубочки должны быть достаточно сократившимися после последней яйцекладки. Иными

словами, в данную группу не включены особи, яйцевые трубочки которых сильно растянуты и имеют вид мешочков, что свидетельствует о недавней кладке яиц. По количеству расширений интимы в концевых ножках мы подразделяем эту группу на три подгруппы: 1, 2 и 3 раза клавших самок.

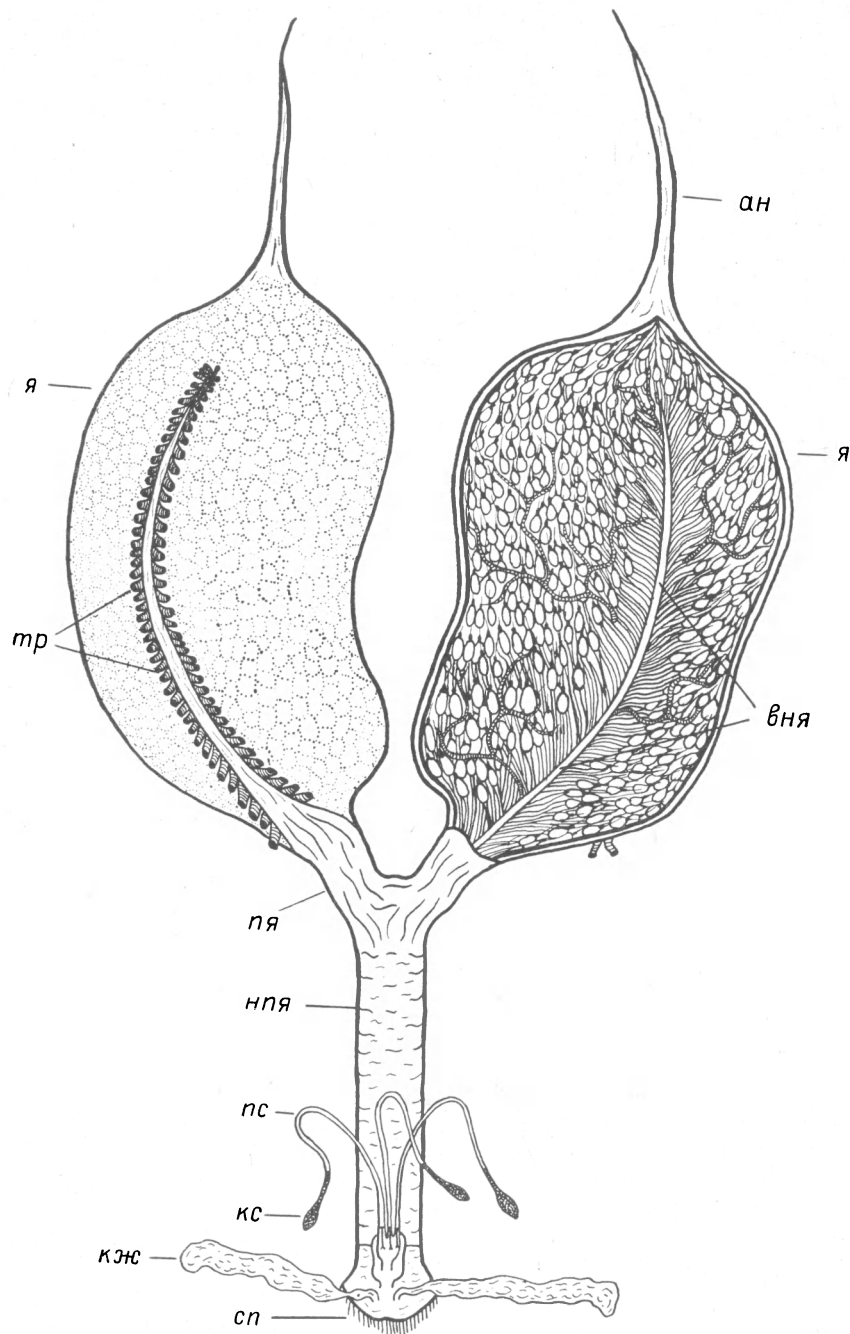


Рис. 1. Половые органы самки *H. bimaculata*.

ан — апикальная нить (поддерживающая связка); вня — внутренний яйцевод; кж — клеевая железа; кс — капсула семеприемника; нп — непарный яйцевод; пс — проток семеприемника; п — парный яйцевод; сп — субгенитальная пластинка; тр — трахеи яичника (коротко обрезаны); я — яичники (правый дан в разрезе).

Подгруппа А — один раз клавшие самки (рис. 2, 3). Эту группу характеризует наличие в яичниках яйцевых трубочек, имеющих не более одного отчетливо видимого расширения. Фолликулы находятся на различных фазах развития, яйцевые трубочки имеют более рыхлый вид, чем таковые у неклавших

самок. В проходящем свете видны расширения интимы, содержащие остатки фолликулов, есть также концевые ножки с пустыми расширениями. Обращает на себя внимание тот факт, что в подавляющем большинстве случаев в одном яичнике клавших самок одновременно присутствуют яйцевые трубочки 3—4 типов. В первую очередь имеются овариолы без каких-либо следов кладки

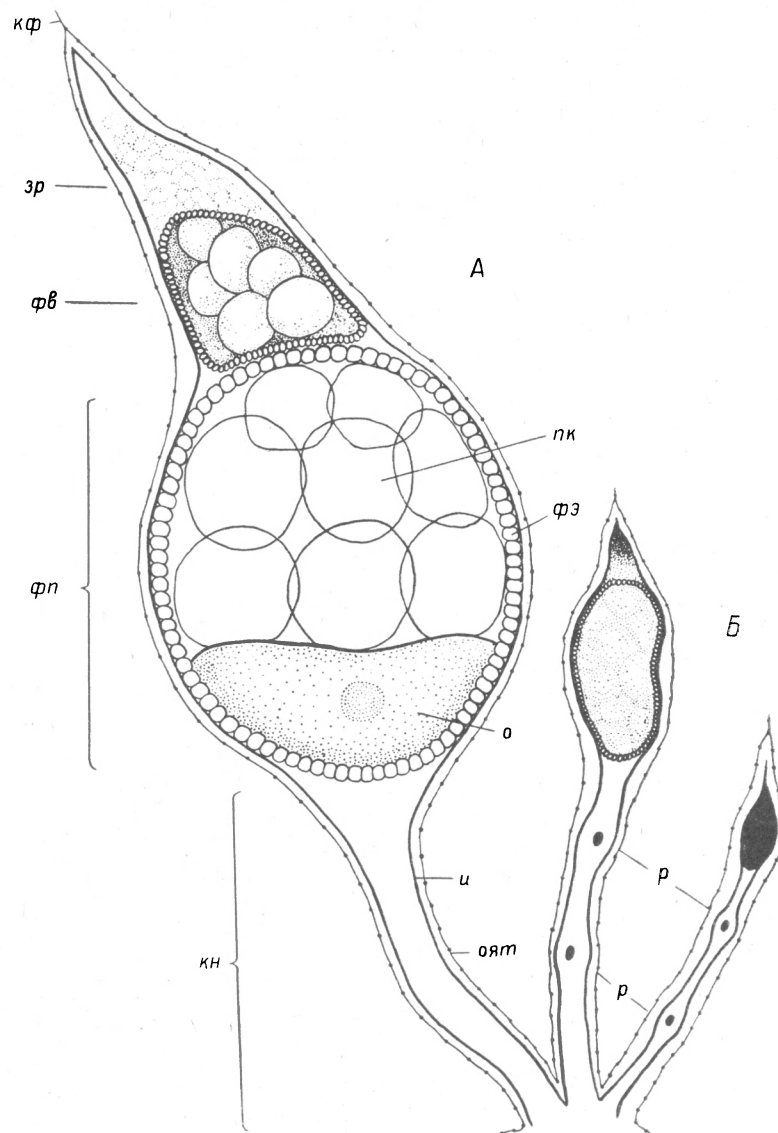


Рис. 3. Овариолы самки *H. bimaculata*.

А — овариола с первичным фолликулом на II фазе развития; Б — овариолы с дегенерирующими фолликулами; зр — зона размножения; и — интима; кф — концевой филламент; о — ооцит; оят — оболочка яйцевой трубочки; пак — область питающих клеток; фв — второй фолликул. Остальные обозначения те же, что на рис. 1, 2.

с нормально развитыми первыми фолликулами. Количество яйцевых трубочек с одним расширением или фолликулярным остатком в яичниках клавших самок варьирует в больших пределах. Овариолы с дегенерирующими фолликулами либо содержат следы в концевых ножках, либо они без следов кладки. Разнородный состав овариол в яичниках значительно усложняет определение физиологического возраста самок слепней. Сложность состоит в необходимости аккуратного просматривания всех без исключения яйцевых трубочек. В противном случае неизбежны ошибки в определении.

Подгруппа В — два раза клавшие самки (рис. 2, 4). Группа самок, в яичниках которых имеются концевые ножки с двумя хорошо обозначенными расши-

рениями: либо пустыми, либо с остатками фолликулярного эпителия. Количество таких овариол в яичниках, как правило, невелико и у разных особей в различные сроки лёта варьирует от 0.5 до 72% (табл. 1). Самок, в яичниках кото-

Т а б л и ц а 1  
Количественное соотношение яйцевых трубочек в яичниках самок  
*H. bimaculata* различных возрастных групп

Типы яйцевых трубочек по состоянию концевой части	Распределение типов яйцевых трубочек в яичниках клавших самок, в %		
	1 раз клавших	2 раза клавших	3 раза клавших
Концевые ножки			
без расширений	1—40	1—35	0—3
с 1 расширением	10—60	1—80	31—86
с 2 расширениями	—	0—72	5—11
с 3 расширениями	—	—	1
Редуцированные яйцевые трубочки — «карлики»	0—1	0—2	1—2

рых находили хотя бы одну концевую ножку с двумя четко обозначенными следами кладки, мы относили к группе два раза клавших.

Подгруппа С — три раза клавшие самки (рис. 2, 5). В яичниках имеются овариолы с тремя следами кладок в виде расширений или остатков клеток фолликулярного эпителия. В яичниках данной группы основное количество составляют яйцевые трубочки с одним, реже — двумя следами яйцекладок, а также овариолы с дегенерирующими фолликулами различных вариантов. Среди 321 вскрытой нами в 1982 г. самки *H. bimaculata* лишь у 3 особей были найдены концевые ножки с тремя расширениями. Так, например, парный яичник самки *H. bimaculata*, отловленной 21 июля, имел из 433 овариол следующие их типы: а) 12 овариол с концевыми ножками без расширений и без остатков фолликулярного эпителия; б) 370 — с концевыми ножками, имеющими одно расширение или остаток, из которых 43 — с дегенерирующими первыми фолликулами; в) 48 овариол с концевыми ножками, имеющими два расширения или остатка, из которых 2 с дегенерирующими первыми фолликулами; г) 3 овариолы с концевыми ножками, имеющими три расширения. Другая три раза клавшая самка имела в яичниках всего две овариолы с тремя следами кладок.

Группа III — «недавно клавшие» самки. Составляют значительную часть среди особей, нападающих на животных. Группа отличается от перечисленных выше тем, что в яичниках таких самок все или большинство концевых ножек имеют вид широкого рукава, т. е. так называемый мешочек (рис. 4, 1; см. вкл.). Мешочек представляет собой заднюю часть фолликулярной трубочки, растянутую вследствие роста фолликула и процесса овуляции. Мешочек в большинстве случаев заполнен остатками клеток фолликулярного эпителия, видимого под бинокулярном в виде однородной массы. В ряде случаев неспавшийся мешочек пуст и не содержит остатков фолликулов. В яичниках описываемой группы недавно клавших самок имеются овариолы как с нормально развитыми, так и с дегенерирующими фолликулами (рис. 4, 2). Есть также яйцевые трубочки без видимых следов яйцекладки, т. е. ничем не отличающиеся от таковых у не-клавших самок. Во всех вариантах у самок данной группы нет овариол с неспавшимися мешочками, содержащими одно или более расширение. Экспериментально доказано, что неспавшиеся мешочки в овариолах — результат недавней яйцекладки. Для *Tabanus autumnalis* L. Олсуфьевым (1940) было показано, что подобные растяжения овариол от последней яйцекладки сохраняются не более 48 ч, после чего яичники уплотняются и возвращаются в исходное состояние. Как отмечает Павлова (1965), у самок *Tabanus bovinus* через двое суток после яйцекладки появляются отдельные яйцевые трубочки с сократившимися концевыми ножками, а спустя 5 суток яичники окончательно приходят в норму. Руководствуясь данными фактами, мы назвали эту группу недавно клавшими самками. Нам приходилось наблюдать яичники недавно клавших самок *H. bimaculata* Macq., *H. nitidifrons confiformis* Chv. et M., *H. ciureai* Ség.,

в которых наряду с основной массой неспавшихся концевых ножек имелись нормальные овариолы с одним или двумя расширениями: пустыми или содержащими остатки клеток фолликулярного эпителия. Последних мы относили соответственно к группе однократно или двукратно клавших самок. Наиболее важной особенностью группы недавно клавших самок является невозможность достоверного определения количества гонотрофических циклов, которые прошла данная особь. Как видно из табл. 2, недавно клавшие самки имеются в каждой выборке начиная с 30 июня, т. е. с появлением первых клавших самок. Отсутствие представителей группы III в выборке за 11-е июля остается для нас загадкой. В разгар лётной активности и ближе к концу июля, когда популяция *H. bimaculata* значительно постарела, в каждой последующей выборке мы имеем немалый процент недавно клавших самок (табл. 2). 18 июля недавно клавшие составили более 76% от всех вскрытых особей, а 21 и 26 июля данная группа составляла более 50%. Эти обстоятельства являются причиной смещенной оценки возрастного состава популяции, поскольку мы не можем выявить из группы III тех самок, которые прошли более одного гонотрофического цикла. Если отнести недавно клавших самок к группе один раз клавших, то получится завышенный показатель последней и заниженное количество 2 и 3 раза клавших самок. Выделяя недавно клавших самок отдельно, мы получим явно заниженные данные по всем остальным группам, исключая неклавших. Это, на наш взгляд, более оправдано, поскольку в конце сезона в популяциях слепней, вероятнее всего, будут особи, клавшие яйца более одного раза.

Т а б л и ц а 2

Физиологический возраст популяции *H. bimaculata* и количество самок с застрявшими яйцами в яичниках по сборам в Новгородской обл. в 1982 г.

Дата отлова	Количество самок							% клавших	% клавших с застрявшими яйцами	Распределение количества самок по фазам развития фолликулов				
	вскры- тых	некла- вших	клавших	недавно клавших	1 раз клавших	2 раза клавших	3 раза клавших			I—II	II	III	IV	V
21 VI	20	20	0	0	0	0	0	0	0	18	2	0	0	0
24 VI	30	30	0	0	0	0	0	0	0	26	4	0	0	0
27 VI	30	30	0	0	0	0	0	0	0	19	11	0	0	0
30 VI	30	28	2	2	0	0	0	7	0	20	10	0	0	0
4 VII	24	16	8	7	1	0	0	33	12	11	13	0	0	0
8 VII	30	13	17	3	11	2	1	57	21	15	13	2	0	0
11 VII	30	23	7	0	6	1	0	23	15	16	12	2	0	0
14 VII	30	16	14	8	4	2	0	47	21	9	17	4	0	0
18 VII	30	4	26	23	2	1	0	87	35	23	5	2	0	0
21 VII	30	6	24	17	2	4	1	80	33	18	10	1	1	0
26 VII	30	4	26	16	4	6	0	87	42	21	7	2	0	0
3 VIII	4	0	4	2	1	1	0	—	—	2	1	1	0	0
13 VIII	3	0	3	2	0	1	0	—	—	2	1	0	0	0

Динамика возрастного состава самок *H. bimaculata* на протяжении лета 1982 г. в Новгородской обл. представлена на рис. 5. Появление первых слепней в районе исследования было отмечено 20 июня. Холодный май и первая половина июня обусловили задержку выплода слепней, лёт которых в более благоприятные сезоны, например в 1981 г., начинался с конца мая. В течение первых 10 дней лётной активности *H. bimaculata* среди подлетающих к коровам не было ни одной самки со следами яйцекладки. Средняя дневная температура в это время не превышала 20 °С, а частые дожди (22, 23, 27—29 июня) обусловили минимальную численность слепней. За 15 мин на одно животное в стаде нападало не более 10—15 самок различных видов. 30 июня среди нападающих на крупный рогатый скот 6,6% *H. bimaculata* были со следами одной кладки яиц. В дальнейшем, начиная со 2 июля, установилась теплая погода; средняя дневная температура колебалась в пределах 21—23 °С. Активность слепней за это время значительно возросла и достигла максимума к 13 июля. Как видно

из табл. 2, на протяжении сезона происходит постепенное снижение процента неклавших самок и одновременное увеличение процента различных групп клавших самок. К 18 июля 86.6% самок *H. bimaculata* завершили по крайней мере один гонотрофический цикл, а к 21 июля среди клавших были особи, осуществившие две яйцекладки. Три раза клавшая *H. bimaculata* была впервые отмечена нами 8 июля, т. е. за 36 дней до окончания лета. Учитывая то обстоятельство, что даже при неблагоприятных условиях (как это было в начале июня) самки *H. bimaculata* завершают гонотрофический цикл за 10 дней, можно предположить несколько больший процент два и три раза клавших особей в популяции к концу сезона за счет недавно клавших. Так, с 14 июля резко возросло количество недавно клавших особей (табл. 2), а 18 июля эта группа составила 88.4% от всех клавших самок.

Если предположить, что у самок *H. bimaculata* при неблагоприятных условиях образуются агонотрофные расширения в концевых ножках, то в этом

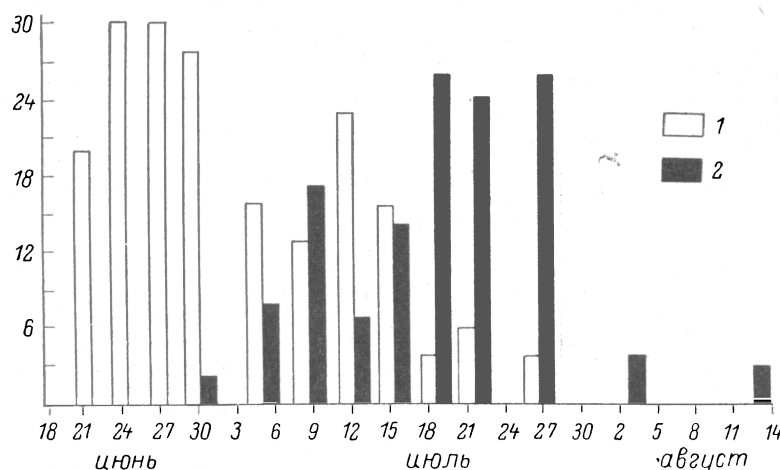


Рис. 5. Возрастная структура *H. bimaculata*, нападающих на коров (по данным сборов 1982 г.).

1 — неклавшие самки; 2 — клавшие самки. По оси ординат — количество особей.

случае мы получим завышенный процент 2 и 3 раза клавших особей в популяции. Поэтому мы пока придерживаемся первого предположения, учитывающего скорость созревания яиц и продолжительность теплого периода в сезоне. В условиях Новгородской области продолжительность теплого периода вполне достаточна для завершения самками двух гонотрофических циклов. Три завершенных цикла, по-видимому, успевает пройти лишь небольшая часть популяции.

Особенности сезона 1982 г. повлияли на процессы овогенеза у слепней, в половом аппарате которых наблюдались различного рода отклонения. Характерно увеличение количества самок с застрявшими яйцами в яичниках (табл. 2). 4 июля из 8 клавших особей 2 самки имели в яичниках 1—2 застрявших яйца. В течение трех следующих дней (5—7 июля) шли дожди; дневная температура воздуха не превышала 18 °С, в связи с чем количество клавших с застрявшими яйцами возросло почти вдвое. 8 июля почти четвертая часть самок имела в яичниках от одного до трех застрявших яиц. С 8 по 23 июля установилась устойчивая теплая погода. Средняя дневная температура воздуха была 23°, но тем не менее наблюдалось постепенное увеличение количества особей с аномалиями в половых органах. К концу лета, 26 июля из 26 клавших самок 11 имели в яичниках от 2 до 33 застрявших яиц. Возросло количество самок с дегенерирующими фолликулами. Среди клавших *H. bimaculata* в первых числах июля 25—30% имели в яичниках дегенерирующие фолликулы. В конце лета (21—26 июля) 66—70% клавших самок были с дегенерирующими фолликулами. Обращает на себя внимание тот факт, что к концу сезона в популяции *H. bimaculata* немалую долю составляют неклавшие особи (рис. 5). Это свидетельствует о том, что вылет *H. bimaculata* происходит на протяжении



всего лета, однако большинство таких особей, видимо, не смогут завершить ни одного гонотрофического цикла, поскольку ночные температуры в конце июля — начале августа снижаются до 5—10°. Это, безусловно, приводит к различного рода аномалиям в овогенезе. В половых органах неклавших самок мы наблюдали отклонения от нормы, вызванные низкой температурой среды. В первые дни лёта у двух особей отмечена полная редукция одного из яичников, непарный яичник при этом у обеих особей был недоразвит и имел 123 овариолы у одной самки и 148 — у другой. 24 июля у неклавшей самки *H. bimaculata* в правом яичнике было всего 13 овариол, а в левом — 26; яйцевые трубочки трех неклавших самок, пойманных 4, 16, 26 июля, содержали дегенерирующие фолликулы, количество которых было около 1% у первых двух особей и 10% у третьей особи. В период массового лёта, т. е. с 8 по 23 июля, среди обследованных слепней практически отсутствовали отклонения в половых органах неклавших самок. В целом для популяции *H. bimaculata* можно отметить, что если в начале лета аномалии в половых органах связаны в основном с понижениями температуры воздуха и частыми дождями, то в конце сезона они обусловлены также и естественным старением самок. 86% популяции *H. bimaculata* к концу сезона составляют клавшие особи, из которых более 23% — клавшие два раза.

Все без исключения самки *H. bimaculata*, нападающие на животных, имели спермии в семяприемниках. Неклавшие самки в первые дни лёта, а также самки всех возрастов в конце сезона оказались осемененными, что свидетельствует об обязательности копуляции перед поисками кровяного питания. Заполненные спермиями семяприемники (рис. 4, 3) можно отличать от пустых (рис. 4, 4) лишь под микроскопом, применяя увеличение в 200 раз и более.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Вскрытие самок *H. bimaculata* и просмотр всех яйцевых трубочек в яичниках показали довольно пеструю и неоднозначную картину, для объяснения которой необходимы специальные исследования. Количество расширений в концевых ножках с фолликулярными остатками или без них, по-видимому, не всегда адекватно количеству гонотрофических циклов, которые прошла данная особь. В процессе работы мы обнаружили, что чем больше расширений в концевых ножках, тем меньше таких овариол в яичнике. Во всех случаях у самок *H. bimaculata*, обозначенных нами как 2 и 3 раза клавшие, количественное соотношение яйцевых трубочек укладывается в эту закономерность (табл. 1). Данное обстоятельство, вероятно, свидетельствует о том, что с каждым гонотрофическим циклом в яичниках самок происходит уменьшение и, возможно, полная редукция овариол со следами предыдущих яйцекладок, либо просто следы яйцекладок в концевых ножках не сохраняются. Исследованиями овогенеза *Tabanus nigrovittatus* показано, что при прохождении самками двух и более гонотрофических циклов в яйцевых трубках может наблюдаться лишь по одному расширению, что является результатом объединения расширений в единое целое. На основании этого был сделан вывод, что применение метода Половодовой (1949) для пойманных в природе слепней даёт неточные оценки физиологического возраста (Magnarelli, Stoffolano, 1980). В. П. Половодова на примере *Anopheles maculipennis* Mg. экспериментально доказала соответствие числа желтых тел количеству проделанных самкой гонотрофических циклов. Автор обратила внимание также и на то, что иногда остатки питательных клеток выталкиваются и расширение остается пустым, т. е. без желтых тел и, кроме того, в концевых ножках могут образовываться расширения в период зимовки имаго. Работами Ланге и Чыонг-Куанг Хока (1981) вполне убедительно доказано, что расширение овариол у комаров *Culex pipiens molestus* Forsk. образуется не из яйцевых мешков, а только в результате дегенерации фолликулов, причем последняя может происходить в части овариол как при нормальном гонотрофическом цикле, так и при углеводном питании. В результате авторы пришли к заключению, что без специальных исследований процессов овогенеза в большинстве случаев невозможно достоверно различать расширения разных типов.

В литературе уже отмечалось, что определение физиологического возраста у табанид имеет свою специфику, и подсчет расширений в яйцевых трубочках затруднен в связи с особенностями строения полового аппарата и процессов овогенеза у слепней (Скуфьин, 1973). Ввиду этого мы не можем строго ограничивать возрастные группы самок и вынуждены были выделить в отдельную группу недавно клавших самок. В литературе мы имеем достаточно указаний на то, что в популяциях самок слепней различных видов, нападающих на животных, значительное количество составляют особи с неспавшимися мешочками (Олсуфьев, 1940; Павлова, 1965; Паенко, 1966; Augoi, 1982, и др.). Эту группу обычно относили либо к клавшим, либо к один раз клавшим самкам не случайно, поскольку неспавшаяся яйцевая трубочка свидетельствует о недавней яйцекладке, что неоднократно проверялось экспериментально. В наших исследованиях большой процент недавно клавших самок в выборках может быть объяснен несколькими причинами. Отлавливая подлетающих к животным слепней, мы тем самым отбирали только ту часть популяции, которую составляют особи, нападающие на животных сразу же после откладки яиц. Об этом косвенно свидетельствует и то, что в наших сборах практически отсутствуют особи с развитыми до IV и V фаз фолликулами, а также малое количество самок с фолликулами на III стадии развития по Кристоферсу—Меру (табл. 2). Наши данные подтверждаются аналогичными работами в Швейцарии, в которых показано, что самки, отловленные ловушками Манитоба, т. е. при попытке напиться кровью, в подавляющем большинстве имели в своих яичниках фолликулы на II, реже III фазах развития. Автор также указывает на большое количество особей в выборках с неспавшимися фолликулярными трубочками и далее отмечает, что такие самки спустя 48—72 ч после яйцекладки начинают вновь сосать кровь животных (Augoi, 1982). Лэйк, Баргер (Lake, Burger, 1980) утверждают, что 69% самок *Chrysops ater* из отловленных путем лова на себе, были с неспавшимися яйцевыми трубочками. Мы неоднократно наблюдали различную степень растяжения концевых ножек, причем встречались и такие, где мешочек спался наполовину, а первичный фолликул при этом находился уже на III фазе развития; в желудке была кровь. Эти самки, по-видимому, приступили к кровососанию сразу после откладки яиц.

Принимая во внимание большой процент недавно клавших особей в выборках, а также вышеизложенные факты, можно заключить, что гонотрофический цикл *H. bimaculata* в условиях Новгородской обл. проходит с большой напряженностью, вследствие чего для более полной оценки динамики физиологического возраста популяций необходимо исследовать выборки самок каждые 2—3 дня на протяжении всего периода лётной активности. Кроме того, учитывая опыт многих исследователей, для анализа физиологического возраста популяций слепней необходим отлов кровососов с различных стадий и различными методами в целях более широкого охвата популяции. Скуфьин (1959; 1973) убедительно показал, что метод сбора слепней ловчими лужами позволяет вылавливать самок различных возрастных групп с различной степенью развития фолликулов — от фазы II до вполне зрелых яиц. Лайн, Андерсон (Lane, Anderson, 1982), сравнивая самок, отловленных сачком в растительности, и самок, отловленных на себе, установили расхождения в фазах развития фолликулов у этих групп. Так, 39.1% особей с растительности имели фолликулы на V фазе развития, а самки, собранные на себе, с таким же развитием фолликулов составили 2.2%.

На основании данных, полученных в последние годы различными исследователями, можно полагать, что автогенез у слепней не является редким. По крайней мере, на первом гонотрофическом цикле автогенное развитие яиц служит одной из приспособительных реакций кровососов на неблагоприятные условия среды. Установлено (Augoi, 1982), что в Швейцарии (округ Левшатель) самки *H. bimaculata* способны к автогенезу. Работ, указывающих на автогенез у этого вида в других частях своего ареала, мы не встречали. В Новгородской обл. самки *H. bimaculata* не откладывали яйца автогенным путем, несмотря на крайне холодное начало лета 1982 г. Известно, что в неблагоприятных условиях без кровяного питания у самок, не способных к автогенезу, начинаются abortивные процессы. Мы наблюдали отклонения различного рода в половом аппарате

не только у клавших, но и у неклавших *H. bimaculata*. Это не согласуется с данными Лутты (1970) и Фоминых (1982). Авторы отмечают отсутствие процессов дегенерации у неклавших особей. Для неклавших самок дегенерирующие фолликулы, а также указанные нами отклонения, явились результатом длительных понижений температуры.

В яичниках клавших самок *H. bimaculata* на протяжении всего сезона происходит увеличение количества овариол с дегенерирующими фолликулами. Общее количество овариол в яичниках два раза клавших самок заметно меньше, чем в яичниках один раз клавших и неклавших особей, чему немало примеров и в литературе. Так, по данным Попович (1978), для старых самок характерен большой разрыв между фактической и потенциальной плодовитостью за счет увеличения числа дегенерирующих фолликулов. Мы находили в яичниках также различное количество так называемых «карликов», которые представляют собой мелкие, иногда плохо различимые яйцевые трубочки. На наличие «карликов» в яичниках слепней указывала Павлова (1968). Количество «карликов» у старых особей незначительно (табл. 1). По-видимому, в яичниках физиологически старых самок слепней могут идти процессы, приводящие к полной редукции части овариол, причем «карлики» являются, вероятно, одной из последних стадий распада яйцевых трубочек, дальнейшая судьба которых неясна. По-видимому, происходит полное рассасывание «карликов». В противном случае мы наблюдали бы закономерное увеличение их числа в яичниках самок, 2 и 3 раза клавших, чего пока нельзя утверждать в связи с малым количеством особей этих возрастных групп в наших сборах.

На основе проведенных исследований мы можем заключить, что яичник активной в гонотрофическом отношении самки *H. bimaculata* представляет собой разнородную по составу яйцевых трубочек систему, в которой типы овариол, а также их количественное соотношение отражают определенное физиологическое состояние особи. Процессы дегенерации усиливаются от одного гонотрофического цикла к другому. В популяциях слепней, обитающих в разных природных условиях, эти процессы, равно как и процессы созревания яиц, будут отличаться. Они будут отражать особенности конкретного сезона, являясь в целом результатом приспособления вида к определенным климатическим условиям. Изучение гонотрофических отношений и возрастного состава популяций слепней является трудоемким делом, методы которого еще требуют тщательных исследований и уточнений.

#### Л и т е р а т у р а

- А г р о к л и м а т и ч е с к и е ресурсы Новгородской области. Л., Гидрометеиздат, 1972. 128 с.
- Д е т и и о в а Т. С. Методы установления возрастного состава двукрылых насекомых, имеющих медицинское значение. Женева, изд-во Всемир. организации здравоохранения, 1962. 220 с.
- Л а н г е А. Б., Ч ю н г К у а н г Х о к. Абортивный оогенез и физиологический возраст кровососущих комаров (Diptera, Culicidae). — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1981, т. 50, вып. 3, с. 48—56.
- Л у т т а А. С. Методы и методика изучения гонотрофического цикла слепней (сем. Tabanidae). — В кн.: Проблемы паразитологии. Тез. докл. 5-й науч. конф. Украин. республ. науч. о-ва паразитол. Киев, 1967, с. 579—581.
- Л у т т а А. С. Слепни Карелии. Л., Наука, 1970. 303 с.
- О л с у ф ь е в Н. Г. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней (Diptera, Tabanidae). — Зоол. журн., 1940, т. 19, вып. 3, с. 445—455.
- П а в л о в а Р. П. Изменения в кишечнике и половых органах самок слепней в течение гонотрофического цикла. — В кн.: Проблемы ветеринарной санитарии. Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та вет. санитарии. Тюмень, 1965, т. 26, с. 276—286.
- П а в л о в а Р. П. Плодовитость самок *Tabanus bovinus* L. и *Hybomitra solstitialis* Schin. в зависимости от физиологического возраста. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 7, с. 1103—1106.
- П а е н к о Н. К. К методике определения физиологического возраста слепней (Tabanidae, Diptera). — Сб. зоол. и паразитол. работ. Изд-во Воронеж. ун-та, 1966, с. 91—97.
- П о л о в о в а В. П. Определение физиологического возраста самки *Anopheles*, то есть числа проделанных ею гонотрофических циклов. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1949, т. 18, вып. 4, с. 352—355.
- П о п о в и ч А. П. Слепни (Diptera, Tabanidae) в зоне влияния верховья Каховского водохранилища. — Автореф. канд. дис. Киев, 1978. 23 с.

- Практикум медицинской паразитологии. Под ред. Павловского Е. Н. Л., Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1935. 434 с.
- Скуфьин К. В. К вопросу о гонотрофическом цикле слепней (Tabanidae, Diptera) в условиях окрестностей Воронежа. — Бюлл. Воронеж. о-ва естествоиспытателей. Изд-во Воронеж. ун-та, 1959, т. 11, с. 85—88.
- Скуфьин К. В. Методы сбора и изучения слепней. — Сер. Методы паразитол. исслед. Л., Наука, 1973. 101 с.
- Сokolova M. И. Возрастные изменения и морфологические типы овариол самок северной популяции кровососущих комаров *Aedes caspius dorsalis* Mg. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1981, т. 50, вып. 6, с. 63—70.
- Фоминных В. Г. О физиологическом возрасте слепней различных видов (Diptera, Tabanidae) в подзоне южной тайги Томской области. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1982, т. 51, вып. 1, с. 21—25.
- Auroi C. Physiological age of tabanid (Diptera) population in Switzerland. — J. Med. Entomol., 1982, vol. 19, N 3, p. 281—284.
- Cameron A. E. Bionomics of the Tabanidae (Diptera) of the Canadian Prairie. — Bull. Entomol. Res., 1926, vol. 17, p. 1—42.
- Cook B. J., Meola S. The oviduct musculature of the horsefly, *Tabanus sulcifrons*, and its response to 5-hydroxytryptamine and proctolin. — Physiological Entomol., 1978, vol. 3, N 4, p. 273—280.
- Frings H., Frings M. CFAA — a fixing agent for insect tissues. — Entomol. News, 1971, vol. 82, N 6, p. 157—159.
- Lake D. J., Burger J. F. Ovarian development in adult Chrysops (Diptera: Tabanidae) in Northern New England, with emphasis on *Chrysops ater* and *C. mitis*. — J. Med. Entomol., 1980, vol. 17, N 6, p. 502—505.
- Lane R. S., Anderson J. R. The reproductive life history and blood meal sources of *Chrysops hirsuticallus* (Diptera: Tabanidae). — J. Med. Entomol., 1982, vol. 19, N 2, p. 157—163.
- Magnarelli L. A., Stoffolano J. G. Blood feeding, oögenesis and oviposition by *Tabanus nigrovittatus* in the laboratory. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1980, vol. 73, N 1, p. 14—17.
- Nayar J. K., Knight J. W. Occurrence of ovariole dilatations in nulliparous mosquitoes: *Culex nigripalpus*. — Mosquito News, 1981, vol. 41, N 2, p. 281—287.
- Wigglesworth V. B. The principles of insect physiology. — London: Methuen, 1967. 741 p.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступило 6 XII 1983

# PHYSIOLOGICAL AGE OF HORSE FLIES (TABANIDAE) *HYBOMITRA* *BIMACULATA* IN THE NOVGOROD REGION

A. G. Veselkin

## S U M M A R Y

In summer of 1982 studies were undertaken of the physiological age of horse flies in the subzone of southern taiga of the Novgorod region. Anatomical dissection of insects was done on laboratory fixed material. Females of dominant *H. bimaculata* can complete two gonotrophic cycles at the minimum within a season. Two individuals with traces of three ovipositions were caught. The total duration of flight activity of the species is 55 days. Within the first ten days the population consisted of nulliparous females, by the end of the season 87% of the population was composed by parous females of different age groups. Among horse flies attacking cattle a considerable part belonged to recently parous females. Deviations in the ovaries of tabanids were found to be connected with the process of abortive oogenesis: degeneration of follicles, retained eggs, underdeveloped ovaries, resorption of ovarioles. Spermathecae of all dissected females contained spermatozooids.

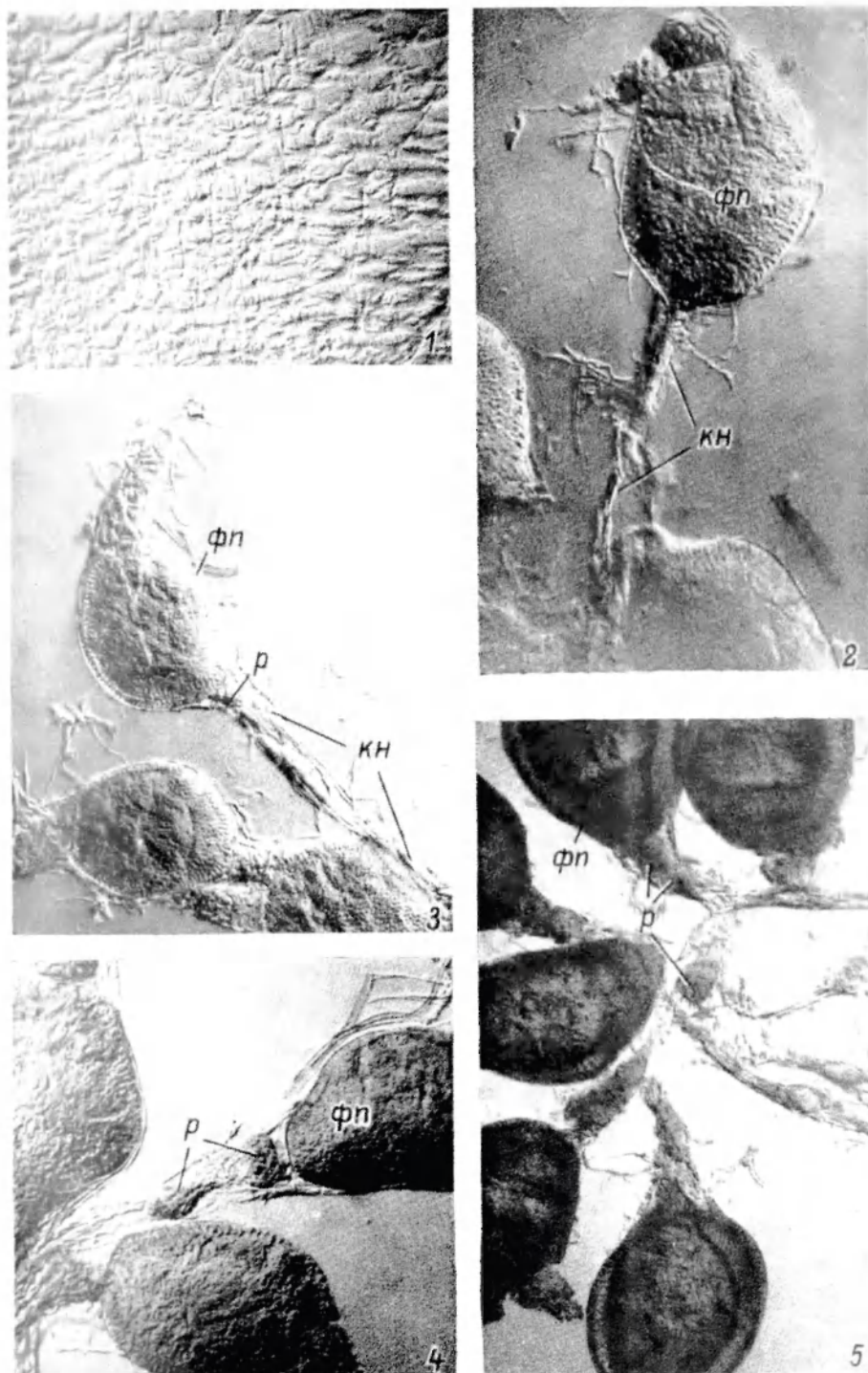


Рис. 2. Оболочка яичника и овариолы самок *H. bimaculata*.

1 — оболочка яичника; 2 — овариола неклавишей самки; 3 — овариола один раз клавшей; 4 — овариола два раза клавшей; 5 — овариола три раза клавшей; объектив 10, окуляр 6.3; кн — концевая ножка; р — расширения; фп — первичный (первый) фолликул.



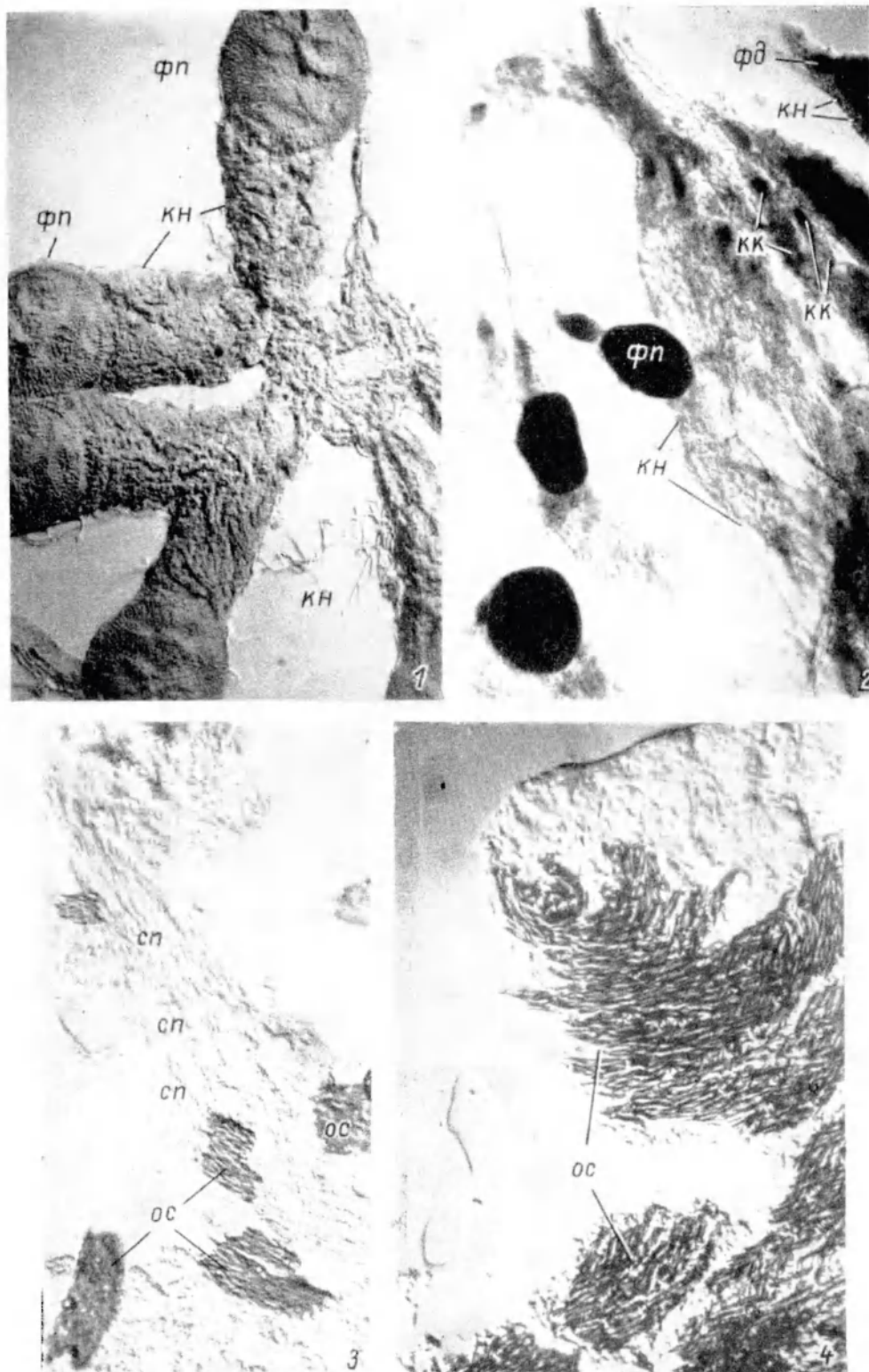


Рис. 4. Овариолы и капсулы семяприемников самок *H. bimaculata*.

1 — овариолы недавно клявшей; 2 — овариолы с дегенерирующими и нормально развитыми фолликулами; 3 — капсула сперматеки оплодотворенной самки (давленный препарат); 4 — капсула сперматеки неоплодотворенной самки, выведенной из куколки (давленный препарат). 1, 2 — объектив 10, окуляр 6.3; 3, 4 — объектив 40, окуляр 6.3; кк — «карлики»; ос — оболочка семяприемника; сп — сперма; фд — дегенерирующий фолликул.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1—2.